昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, July 2016, 59(7): 707 - 715 doi:10.16380/j.kcxb.2016.07.002

西花蓟马或二斑叶螨为害的菜豆对两者间后取食者体内保护酶和解毒酶活性的影响

郅军锐[1,*], 田　甜[1,2,3], 温　娟[1], 刘　勇[1]

(1. 贵州大学昆虫研究所, 贵州省山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025;
2. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095; 3. 江苏省农业科学院植物保护研究所, 南京 210014)

摘要:【目的】害虫取食后会导致植物的防御反应;取食同种植物的不同种害虫其生理适应性可能不同。本研究旨在阐明一种害虫取食后的植物对后取食的另一种害虫虫体酶活性的影响。【方法】采用生化分析法研究了西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 2 龄若虫或二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 雌成螨为害后的菜豆对后取食不同时间下的二斑叶螨第 2 若螨和雌成螨及西花蓟马 2 龄若虫和雌成虫体内保护酶[过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)]和解毒酶[多功能氧化酶(MFO)、羧酸酯酶(CarE)、谷胱甘肽-S-转移酶(GSTs)和乙酰胆碱酯酶(AchE)]活性的影响。【结果】二斑叶螨雌成螨取食西花蓟马为害菜豆 5 h 时,POD, CAT 和 SOD 这 3 种保护酶的活性均明显高于取食健康植株($P<0.01$),取食蓟马为害的菜豆 18 h 时只有 POD 活性低于取食健康植株($P<0.01$);二斑叶螨第 2 若螨取食蓟马为害菜豆后只有 CAT 活性在 5 h 时明显高于取食健康植株($P<0.01$)。二斑叶螨雌成螨取食蓟马为害菜豆 5 h 时,解毒酶 MFO 和 CarE 的活性受到抑制($P<0.01$),但 GSTs 和 AchE 活性均比取食健康菜豆高($P<0.01$);取食 18 h 时,只有 MFO 的活性变化与 5 h 不同。第 2 若螨取食蓟马为害菜豆只有 MFO 的活性不论在 5 h 还是 18 h 时明显高于取食健康菜豆($P<0.01$)。西花蓟马取食二斑叶螨雌成螨为害菜豆时,雌成虫体内的 3 种保护酶的活性不论取食 5 h 还是 18 h 均明显升高($P<0.01$),但 2 龄若虫只有 CAT 活性在这两个时间段下明显升高($P<0.01$)。西花蓟马雌成虫取食螨害菜豆 5 h 时,解毒酶活性的变化同二斑叶螨雌成螨,取食 18 h 时只有 GSTs 活性变化状态与取食 5 h 不同;西花蓟马 2 龄若虫取食螨害菜豆时除 GSTs 外解毒酶的活性变化在这两个时间下正好相反。【结论】西花蓟马或二斑叶螨为害的菜豆能诱导后取食的二斑叶螨和西花蓟马产生一系列应激生化反应,且两种害虫成虫体内所有的保护酶和解毒酶活性在 5 h 时变化状态相同,但在其余时间和虫态下酶活性的变化状态不同。说明这两种昆虫体内保护酶和解毒酶活性的变化既有共性,又与害虫种类、虫(螨)态、取食时间相关,两种害虫对虫害植物的生理适应性不完全相同。

关键词: 二斑叶螨; 西花蓟马; 菜豆; 保护酶; 解毒酶; 酶活性; 生理适应性

中图分类号: Q965　**文献标识码:** A　**文章编号:** 0454-6296(2016)07-0707-09

Effects of kidney bean damaged by *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) or *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on the activities of protective and detoxification enzymes in the other subsequent herbivore of both

ZHI Jun-Rui[1,*], TIAN Tian[1,2,3], WEN Juan[1], LIU Yong[1] (1. Institute of Entomology, Guizhou University, Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Region, Guiyang, 550025, China; 2. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Science, Nanjing 210014, China)

Abstract:【Aim】Insect feeding can induce the defense responses of host plants. Different species feeding

基金项目:贵州省普通高等学校系统与应用蜱螨学创新团队(黔教合人才团队字([2014]33); 贵州省农业攻关项目(黔科合 NY[2015]3014-1 号)

作者简介:郅军锐,女,1965 年 6 月生,河北赵县人,博士,教授,研究方向为害虫综合治理,E-mail: zhijunrui@126.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zhijunrui@126.com

收稿日期 Received: 2015-11-06; 接受日期 Accepted: 2016-06-05

on the same host plant may have different physiological adaptation. This study aims to investigate the effects of plant damaged by one pest on the enzyme activities in the other subsequent herbivore. 【Methods】Biochemistry analysis method was used to study the changes in activities of protective enzymes [peroxidase (POD), catalase (CAT), and superoxide dismutase (SOD)] and detoxification enzymes [mixed-function oxidase (MFO), carboxylesterase (CarE), glutathione S-transferase (GSTs) and acetylcholin esterase (AchE)] in deutonymphs and female adults of *Tetranychus urticae* at different time points after feeding on kidney bean plants damaged by the 2nd instar nymphs of *Frankliniella occidentalis* and in the 2nd instar nymphs and female adults of *F. occidentalis* at different time points after feeding on bean plants damaged by female adults of *T. urticae*. 【Results】The activities of POD, CAT and SOD in female adults of *T. urticae* at 5 h after feeding on bean plants damaged by *F. occidentalis* (BPDF) were significantly higher than those after feeding on healthy bean plants (HBP) ($P<0.01$), whereas the POD activity in female adults at 18 h after feeding on BPDF was lower than that after feeding on HBP ($P<0.01$). The CAT activity in deutonymphs of *T. urticae* at 5 h after feeding on BPDF was significantly higher than that after feeding on HBP ($P<0.01$). At 5 h after feeding on BPDF, the activities of MFO and CarE in female adults of *T. urticae* were suppressed ($P<0.01$), while the GSTs and AchE activities were higher than those after feeding on HBP ($P<0.01$). At 18 h after feeding on BPDF, only MFO activity was different from that at 5 h. Only MFO activities in deutonymphs of *T. urticae* at 5 h or 18 h after feeding on BPDF were higher than those after feeding on HBP ($P<0.01$). The activities of POD, CAT, and SOD in female adults of *F. occidentalis* at 5 h or 18 h after feeding on bean plants damaged by *T. urticae* (BPDT) significantly increased ($P<0.01$), whereas only the CAT activity in 2nd instar nymphs significantly rose as compared with the control ($P<0.01$). At 5 h after feeding on BPDT, the changes in detoxification enzymes activities in female adults of *F. occidentalis* were the same as those in female adults of *T. urticae*, while at 18 h after feeding, their GSTs activities were different from those at 5 h after feeding. Changes in the activities of detoxification enzymes except GSTs in the 2nd instar nymphs of *F. occidentalis* were just the opposite at 5 h and at 18 h after feeding. 【Conclusion】Bean plants damaged by *F. occidentalis* or *T. urticae* could cause a series of stress responses in the other subsequent herbivore between *T. urticae* and *F. occidentalis*. Changes in activities of protective and detoxification enzymes in adults of the two pests at 5 h after feeding were the same, while they were different at other time after feeding and in other developmental stages. The results suggest that the activities of protective and detoxification enzymes in the two pests have somewhat similar change patterns and their changes also are related with pest species, developmental stages and feeding time. The two pests might have various mechanisms of physiological adaptation to plants damaged by insect herbivores.

Key words: *Tetranychus urticae*; *Frankliniella occidentalis*; kidney bean; protective enzymes; detoxification enzymes; enzyme activity; physiological adaptation

西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 是一种重要的入侵害虫,在我国危害的地区越来越多,危害程度和面积不断扩大,近几年已扩散到东北的吉林和西部的西藏(王海鸿等, 2013; 刘若思等, 2015)。西花蓟马和另一种世界性害虫二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 经常同时发生,共同为害同一种寄主植物。有研究报道,西花蓟马和二斑叶螨取食后会诱导菜豆的代谢产物发生改变,诱发一系列的防御反应(从春蕾等, 2013; 孙月华等, 2014),受害后的菜豆对后取食的二斑叶螨或西花蓟马的生长发育产生明显的影响(岳臻等, 2012; 田甜等, 2014)。

保护酶和解毒酶作为昆虫体内两类重要的酶系,在维持昆虫正常的生理生化代谢、分解有毒物质方面具有重要作用,因此常被用来作为生物体生理状态改变的度量指标(Lozinskaya *et al*., 2004; 徐艳聆等, 2006; Zhu-Salzman and Zeng, 2015)。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)是

昆虫体内3种重要的保护酶，与昆虫避免自由基伤害和昆虫的免疫作用相关，保护昆虫体内的细胞远离不利环境的影响（李周直等，1994；Dubovskiy *et al*.，2008；毕明娟等，2010）。寄主植物可以影响昆虫体内保护酶的活性，烟粉虱 *Bemisia tabaci* 取食苘麻、番茄、茄子和黄瓜等不同寄主植物后，体内保护酶的活性明显不同，其中茄子能较强地诱导烟粉虱POD和SOD的活性（周奋启等，2011）。羧酸酯酶（carboxylesterase，CarE）、谷胱甘肽-S-转移酶（glutathione S-transferase，GSTs）、多功能氧化酶（mixed function oxidase，MFO）和乙酰胆碱酯酶（acetylcholin esterase，AchE）是昆虫体内重要的代谢解毒酶系。植物产生的次生性代谢物可以使虫体解毒酶的活性发生改变，以促使昆虫对植物次生物质产生适应性（高希武等，1997；Feyereisen，1999；董钧锋等，2002；Zhu-Salzman *et al*.，2003；王瑞龙等，2012；张帆等，2012）。烟粉虱取食白菜、甘蓝和苘麻等寄主植物后，体内AchE和CarE的活性发生明显的改变（王红等，2007）；二斑叶螨体内解毒酶的活性与解毒酶的种类及寄主植物有关（戴宇婷等，2012）。周福才等(2010)研究认为，寄主植物对烟粉虱体内解毒酶活性的诱导强度与烟粉虱对这种寄主的嗜好性相关。

受虫害诱导的植物对后取食昆虫体内的酶活性也会产生明显的影响。毕明娟等(2010)发现，烟蚜 *Myzus persicae* 体内SOD活性在取食B型烟粉虱侵染12 h的烟草植株后受到明显抑制，在其他时间都略有增加；而POD活性在取食被烟粉虱为害24 h的烟草植株后明显增高，在取食其他为害时间植株时其活性均受到明显抑制。但烟粉虱体内的酶活性普遍明显升高。西花蓟马和二斑叶螨经常共同为害同一种寄主植物，会对后取食的另一种害虫产生不同程度的影响（岳臻等，2012；田甜等，2014），但为什么在田间两者还能同时为害同一种植物，它们对虫害寄主如何适应？虫体的保护酶和解毒酶在寄主适应性中有何变化？同一害虫不同虫态对寄主的适应又有何异同？阐明这些问题对揭示植物介导的西花蓟马和二斑叶螨种间关系，以及明确两种害虫的生理适应性对其种间竞争的影响有重要的意义。

1　材料与方法

1.1　供试植物和昆虫

西花蓟马：初始虫源采自贵州省贵阳市花溪区平桥菜豆植株上，在人工气候室（温度25±1℃；相对湿度70%±5%；光周期14L∶10D）内用新鲜的四季豆豆荚饲养纯化3代以上备用。

二斑叶螨：初始虫源采自贵州省贵阳市花溪区平桥菜豆植株上，经鉴定后，在人工气候室内（条件同上）用菜豆连续饲养多代供试。

健康菜豆：盆栽菜豆 *Phaseolus vulgaris* L. 植株，长出2片真叶时待用，无任何害虫为害和损伤的菜豆作为健康植株。

1.2　为害处理方法

西花蓟马为害菜豆：在健康菜豆上，接西花蓟马2龄若虫，每株20头，为害2 d后，将西花蓟马2龄若虫挑除。

二斑叶螨为害菜豆：在健康菜豆上，接二斑叶螨雌成螨，每株20头，为害2 d后，将雌成螨及卵去除。

西花蓟马取食处理：在二斑叶螨为害的菜豆上，分别接西花蓟马2龄若虫或雌成虫，每叶接40头，分别在其取食5 h和18 h后进行取样（根据害虫取食为害后体内酶活性变化需要一定时间，因此确定5 h取样；又根据西花蓟马2龄若虫和二斑叶螨第2若螨的历期所需要的时间，确定18 h取样）。以取食健康菜豆的西花蓟马为对照。每处理重复4次。

二斑叶螨取食处理：在西花蓟马为害的菜豆上，分别接入二斑叶螨雌成螨50头或第2若螨100头，分别在其取食5 h和18 h后进行取样。以取食健康菜豆的二斑叶螨为对照。每处理重复4次。

1.3　酶的提取与活性测定

1.3.1　西花蓟马酶液制备：分别把取食害螨为害和健康菜豆的西花蓟马2龄若虫或雌成虫40头放入2.0 mL离心管中，加入100 μL冷的生理盐水在冰盒上用玻璃研磨棒研磨，再加200 μL生理盐水冲洗研磨棒。于4℃ 5 000 r/min下离心10 min，取上清液即为酶液。

1.3.2　二斑叶螨酶液制备：分别把取食蓟马危害和健康菜豆的二斑叶螨第2若螨100头或雌成螨50头，加入300 μL的生理盐水，在冰浴下匀浆，将匀浆液置于4℃ 5 000 r/min下离心10 min，取上清液即为酶液。

1.3.3　蛋白质含量测定：采用考马斯亮蓝（G-250）法进行测定（Bradford，1976）。

1.3.4　酶活性测定：西花蓟马和二斑叶螨虫体保护酶SOD，CAT和POD以及解毒酶MFO，CarE，GSTs和AchE酶活力的测定均采用南京建成生物工程研究所生产的试剂盒进行。

1.4 数据处理及分析

试验数据均采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 18.0 软件进行分析。采用 t 检验法分析取食健康菜豆和虫(螨)害菜豆处理间不同酶活性的差异显著性。

2 结果

2.1 西花蓟马为害菜豆对二斑叶螨体内酶活性的影响

2.1.1 保护酶:二斑叶螨雌成螨和第 2 若螨在取食健康和西花蓟马为害菜豆后,虫体保护酶的活性在不同时间下不同,两种螨态酶活性的变化也不完全相同(表 1)。雌成螨取食西花蓟马为害的菜豆 5 h 后,体内 POD, CAT 和 SOD 的活性均显著高于取食健康菜豆,分别是取食健康菜豆时的 1.60, 1.07 和 1.22 倍,说明体内这几种保护酶可以快速响应寄主的防御。取食 18 h 时,取食虫害菜豆时雌成螨体内 CAT 和 SOD 活性的变化也显著高于取食健康菜豆的;但 POD 活性明显低于取食健康菜豆。

二斑叶螨第 2 若螨虫体酶活性的变化与雌成螨不完全相同。和取食健康菜豆相比,取食虫害菜豆 5 h 时,第 2 若螨体内 CAT 活性上升,而 POD 和 SOD 活性分别下降了 74.95% 和 26.73%;取食 18 h 时,第 2 若螨体内 3 种保护酶的活性均明显低于取食健康组。

表 1 二斑叶螨不同螨态取食健康菜豆和西花蓟马为害菜豆不同时间体内保护酶的活性

Table 1 The protective enzyme activities in different developmental stages of *Tetranychus urticae* feeding on healthy bean and thrips-damaged bean by *Frankliniella occidentalis* at different feeding time points

螨态 Developmental stage of mite	取食时间(h) Feeding time	处理 Treatments	保护酶活性 Activities of protective enzymes (U/mg)		
			POD	CAT	SOD
雌成螨 Female adult	5	健康菜豆 Healthy bean	38.17 ±0.34	13.47 ±0.07	14.54 ±0.11
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	61.08 ±0.32 **	14.47 ±0.08 **	17.81 ±0.34 **
	18	健康菜豆 Healthy bean	49.66 ±0.17	21.11 ±0.03	8.54 ±0.17
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	45.05 ±0.46 **	23.14 ±0.05 **	10.65 ±0.15 **
第 2 若螨 Deutonymph	5	健康菜豆 Healthy bean	243.40 ±2.24	6.79 ±0.08	5.43 ±0.18
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	60.97 ±1.93 **	9.79 ±0.07 **	3.98 ±0.13 **
	18	健康菜豆 Healthy bean	384.35 ±7.70	13.72 ±010	10.79 ±0.25
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	334.19 ±10.68 **	12.40 ±0.20 **	9.04 ±0.34 *

单星号表示在相同取食时间下同一螨态体内保护酶活性在取食 2 种菜豆时存在显著差异(t 检验,$P<0.05$),双星号则表示存在极显著差异($P<0.01$);下表同。Single asterisk indicates significant differences in the protective enzyme activities between healthy bean and thrips-damaged bean at the same feeding time ($P<0.05$), while double asterisks indicate that highly significant differences between healthy bean and thrips-damaged bean (t-test, $P<0.01$). The same for the following tables.

2.1.2 解毒酶:取食西花蓟马为害菜豆 5 h,二斑叶螨雌成螨和第 2 若螨体内解毒酶的活性因酶的种类和虫态的不同而呈现不同的变化(表 2)。和取食健康菜豆相比,取食蓟马为害菜豆后,雌成螨的 MFO 和 CarE 的活性分别下降了 18.55% 和 20.20%, GSTs 和 AchE 的活性分别提高了 66.83% 和 27.94%。取食西花蓟马为害菜豆 18 h 后,雌成螨虫体内 CarE, GSTs 和 AchE 活性的变化规律与 5 h 时一致,CarE 活性显著降低,GSTs 和 AchE 的活性明显上升。但 MFO 活性变化与取食 5 h 活性的变化正好相反,在雌成螨取食西花蓟马为害菜豆 18 h 时,MFO 的活性增加了 2.36%。

取食西花蓟马为害的菜豆 5 h 后,第 2 若螨 MFO 的活性高于健康菜豆,CarE 及 GSTs 和 AchE 活性比取食健康菜豆分别降低了 1.64%, 51.27% 和 42.57%;取食菜豆 18 h 时,各种解毒酶的活性的变化情况和 5 h 一样。CarE, GSTs 和 AchE 的活性也均以取食健康菜豆的较高,比取食蓟马危害菜豆分别提高了 28.88%, 45.39% 和 20.75%。取食虫害的二斑叶螨 MFO 活性明显高于取食健康菜豆的。

2.2 二斑叶螨为害菜豆对西花蓟马体内酶活性的影响

2.2.1 保护酶:取食二斑叶螨雌成螨为害的菜豆 5 h 时,西花蓟马雌成虫体内保护酶的活性均较取食健康菜豆时明显提高,POD, CAT 和 SOD 的活性分别增加了 26.41%, 10.05% 和 8.78%(表 3)。取食菜豆 18 h 时,3 种保护酶的活性变化状态与取食 5 h 一致,POD, CAT 和 SOD 的活性比取食健康菜豆时分别增加了 21.92%, 28.07% 和 36.33%。

西花蓟马 2 龄若虫在取食二斑叶螨雌成螨为害菜豆 5 h 时,CAT 和 SOD 的活性比取食健康菜豆时分别增加了 57.06% 和 8.94%,而 POD 的活性比取食健康菜豆时降低了 17.11%。取食二斑叶螨雌成螨为害菜豆 18 h 时,西花蓟马 2 龄若虫 POD 和 CAT

表 2　二斑叶螨不同螨态取食健康菜豆和西花蓟马为害菜豆不同时间体内解毒酶的活性

Table 2　The detoxifying enzyme activities in different developmental stages of *Tetranychus urticae* feeding on healthy bean and thrips-damaged bean by *Frankliniella occidentalis* at different feeding time

螨态 Developmental stage of mite	取食时间(h) Feeding time	处理 Treatments	解毒酶活性 Activities of detoxifying enzymes (U/mg)			
			MFO	CarE	GSTs	AchE
雌成螨 Female adult	5	健康菜豆 Healthy bean	140.93 ± 0.08	134.20 ±0.04	11 814.16 ±282.20	5.96 ±0.07
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	114.79 ±0.69 **	107.09 ±0.70 **	35 616.26 ±499.28 **	8.27 ±0.06 **
	18	健康菜豆 Healthy bean	136.96 ±0.21	139.12 ±0.01	18 469.61 ±196.49	5.20 ±0.06
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	140.27 ±0.05 **	67.78 ±0.30 **	25 003.61 ±510.59 **	18.93 ±0.05 **
第 2 若螨 Deutonymph	5	健康菜豆 Healthy bean	114.82 ±0.0	134.54 ±0.04	9 540.73 ±111.80	2.86 ±0.02
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	140.48 ±0.08 **	132.34 ±0.05 **	4 649.08 ±109.15 **	1.64 ±0.03 **
	18	健康菜豆 Healthy bean	103.23 ±0.56	102.87 ±0.64	24 693.82 ±363.21	6.10 ±0.11
		虫害菜豆 Thrips-damaged bean	113.51 ±0.38 **	73.15 ±0.34 **	13 484.26 ±191.30 **	4.83 ±0.06 **

表 3　西花蓟马不同虫态取食健康菜豆和二斑叶螨为害菜豆不同时间体内保护酶的活性

Table 3　The protective enzyme activities in different developmental stages of *Frankliniella occidentalis* feeding on healthy bean and mites-damaged bean by *Tetranychus urticae* at different feeding time points

蓟马虫态 Developmental stage of thrips	取食时间(h) Feeding time	处理 Treatments	保护酶活性 Activities of protective enzymes (U/mg)		
			POD	CAT	SOD
雌成虫 Female adult	5	健康菜豆 Healthy bean	34.27 ±0.67	7.36 ±0.03	5.47 ±0.10
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	43.32 ±0.35 **	8.10 ±0.02 **	5.95 ±0.05 **
	18	健康菜豆 Healthy bean	386.02 ±1.88	38.79 ±0.15	28.90 ±0.70
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	470.62 ±1.28 **	49.68 ±0.28 **	39.40 ±0.48 **
2 龄若虫 2nd instar nymph	5	健康菜豆 Healthy bean	72.54 ±1.83	13.67 ±0.04	7.94 ±0.14
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	60.13 ±1.42 **	21.47 ±0.06 **	8.65 ±0.39
	18	健康菜豆 Healthy bean	584.33 ±9.40	36.98 ±0.19	22.32 ±0.38
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	674.29 ±7.08 **	52.86 ±0.14 **	20.36 ±0.19 **

的活性以取食叶螨为害菜豆时较高,比取食健康菜豆时分别增加了 15.40% 和 42.94%,而 SOD 的活性比取食健康菜豆时减少了 8.78%。

2.2.2　解毒酶:取食叶螨为害的菜豆 5 h 后,西花蓟马雌成虫体内 MFO 和 CarE 的活性均以取食螨害菜豆时较低,比取食健康菜豆时分别下降了49.13%和23.11%;GSTs 活性是取食健康菜豆的 2.01 倍,AchE 的活性比取食健康菜豆时增加了 26.35%(表4)。取食叶螨为害的菜豆 18 h 后,雌成虫体内的 MFO, CarE 和 GSTs 的活性均较取食健康菜豆的低,3 种酶的活性分别降低了17.67%, 1.55%和42.78%,而 AchE 的活性明显提升,是取食健康菜豆时的 1.97 倍。

表 4　西花蓟马不同虫态取食健康菜豆和二斑叶螨为害菜豆不同时间体内解毒酶的活性

Table 4　The detoxifying enzyme activities in different developmental stages of *Frankliniella occidentalis* feeding on healthy bean and mites-damaged bean by *Tetranychus urticae* at different feeding time points

蓟马虫态 Developmental stage of thrips	取食时间(h) Feeding time	处理 Treatments	解毒酶活性 Activities of detoxifying enzymes (U/mg)			
			MFO	CarE	GSTs	AchE
雌成虫 Female adult	5	健康菜豆 Healthy bean	126.49 ±0.08	134.15 ±0.14	3 818.78 ±43.27	13.89 ±0.26
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	64.34 ±0.03 **	103.15 ±0.09 **	7 662.79 ±39.60 **	17.55 ±0.12 **
	18	健康菜豆 Healthy bean	74.21 ±0.15	133.77 ±0.11	55 515.98 ±380.69	46.68 ±0.38
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	61.09 ±0.11 **	131.70 ±0.22 **	31 766.63 ±162.91 **	91.77 ±0.95 **
2 龄若虫 2nd instar nymph	5	健康菜豆 Healthy bean	77.67 ±0.07	69.30 ±0.03	5 141.59 ±35.28	4.52 ±0.02
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	74.01 ±0.09 **	87.26 ±0.03 **	12 483.42 ±106.49 **	15.77 ±0.15 **
	18	健康菜豆 Healthy bean	76.11 ±0.08	132.87 ±0.03	13 084.16 ±237.91	5.54 ±0.04
		螨害菜豆 Mites-damaged bean	78.66 ±0.18 **	130.68 ±0.10 **	19 959.08 ±133.58 **	1.94 ±0.04 **

取食叶螨为害的菜豆 5 h 时,西花蓟马 2 龄若虫体内的 MFO 活性比取食健康植株下降了4.71%,而 2 龄若虫体内 CarE, GSTs 和 AchE 的活性均较取食健康菜豆时明显提高。取食叶螨为害 18 h 菜豆

时,2 龄若虫体内的 MFO 和 GSTs 的活性以取食螨害菜豆时较高,比取食健康菜豆时分别增加了 3.35% 和 52.54%,CarE 和 AchE 的活性在取食螨害菜豆时显著降低,比取食健康菜豆时分别减少了 1.65% 和 64.98%。

3 讨论

3.1 昆虫体内保护酶在寄主适应性中的作用

保护酶系具有保护细胞免受活性氧或过氧化物自由基的伤害的功能(Allen and Balin, 1989; Bolter and Chefurka, 1990)。活性氧具有比氧更强的氧化能力,能与细胞中的脂质、蛋白质、核酸等生物大分子物质反应,破坏细胞结构,使细胞丧失正常功能。虫害可诱导菜豆次生代谢物质含量和防御酶活性的上升(沙品洁等, 2012; 张廷伟等, 2013; 从春蕾等, 2013, 2014)。寄主植物产生的次生代谢物质和防御酶会反过来诱导虫体产生代谢应激反应,促使昆虫体内保护酶的升高,增加对植物次生物质的解毒代谢,使虫体免受伤害或减轻伤害。本研究发现,不论二斑叶螨雌成螨取食西花蓟马为害的菜豆 5 h,还是西花蓟马雌成虫取食二斑叶螨为害菜豆 5 h,虫体 POD, CAT 和 SOD 的活性均较取食健康植物高。取食虫害菜豆 18 h 时,CAT 和 SOD 的活性依然显著升高。周福才等(2011)对烟粉虱的研究发现,烟粉虱从一种寄主转移到嗜好性不同的另一种寄主植物后,体内抗性酶的活性会升高。同一种昆虫取食不同的寄主植物,不同的昆虫,甚至同一种昆虫的不同虫态,其适应性不完全相同。刘玉坤等(2011)研究发现取食同一种寄主植物时,褐飞虱 *Nilaparvata lugens*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* 和灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 3 种飞虱间甚至同种飞虱成虫与若虫之间保护酶的变化并不一致。毕明娟等(2010)发现烟蚜取食 B 型烟粉虱前侵染的烟草植株时,其体内 SOD 的活性仅在取食被侵染 12 h 的烟草植株时受到明显抑制,在其他时间都稍微增加;而 POD 活性除 24 h 外,在其他取食为害时间的植株时均受到明显抑制。本研究也发现,二斑叶螨第 2 若螨虫体酶活性的变化与成虫的变化规律不完全相同,只有 CAT 活性在取食虫害菜豆 5 h 时升高,其他时间下 3 种保护酶的活性均受到抑制。这可能是二斑叶螨第 2 若螨随着取食时间的延长,第 2 若螨接近于静止期,取食量减少,活动能力弱,体内各种代谢降低。也可能是若螨和雌成螨为害时诱导植物产生的次生代谢物质种类和数量差异,以及不同螨态对寄主植物内次生代谢物质的适应性差异所造成。

本研究发现,二斑叶螨雌成螨体内大部分的保护酶在两个取食时间段均被诱导,而 2 龄若螨体内的保护酶则大部分处于抑制状态。同样,西花蓟马雌成虫体内的所有保护酶在各时段均被诱导,而 2 龄若虫体内只有 CAT 的活性在所有时段均被诱导,说明若虫体内诱导表达量明显较成虫少。由于酶的诱导表达是一个耗能的过程,成虫和若虫保护酶表达量的差异是否与昆虫不同虫态的能量代谢和能量分配规律有关,还需进一步研究。

3.2 昆虫体内解毒酶在寄主适应性中的作用

昆虫通过体内 GSTs, CarE, MFO 和 AchE 等解毒酶,对植物的次生性物质进行解毒和排毒,对维持正常生理代谢方面起重要作用(Cai *et al*., 2004; 徐艳聆等, 2006; Bielza *et al*., 2007)。本研究表明,不论二斑叶螨雌成螨取食虫害菜豆 5 h 还是西花蓟马雌成虫取食螨害菜豆 5 h 时,均是 MFO 和 CarE 的活性受到抑制,而 GSTs 和 AchE 活性均比取食健康菜豆高,表明虫体内的几种解毒酶可以快速响应寄主的防御,但是酶活性的变化规律不完全相同。二斑叶螨雌成螨取食 18 h 时,只有 MFO 的活性变化状态与 5 h 不同。西花蓟马雌成虫取食 18 h,只有 GSTs 的活性变化与 5 h 不同。表明随着取食时间的延长,不同酶的适应能力不同,酶的活性发生不同的变化。二斑叶螨第 2 若螨解毒酶的活性在两个时间下的变化相同,但西花蓟马 2 龄若虫只有 GSTs 的活性变化在两个时间下变化相同,其余解毒酶的活性都发生了不同的变化。可能是在不同的虫害及时间下,二斑叶螨和西花蓟马体内的代谢系统进行一系列的调整,导致酶表现出不同的活性,以达到动态平衡。本研究发现,CarE 的活性除了在西花蓟马 2 龄若虫取食螨害菜豆 5 h 被激活外,其他处理下该酶的活性均受到抑制。其他学者也报道了虫害及外源因子诱导后,虫体酶活性的变化不同。如舞毒蛾 *Lymantria dispar* 取食不同害虫为害的落叶松后,对幼虫体内 CarE 的活性产生十分显著的抑制作用,但舞毒蛾幼虫取食舞毒蛾幼虫为害和松毛虫 *Dendrolimus superans* 幼虫为害后的落叶松幼苗后虫体 GSTs 的活性分别下降和上升(冯春富等,2011),与本研究发现的 GSTs 在不同处理下该酶的活性有激活和有抑制一致,造成酶活性变化的不同可能是昆虫代谢的复杂性所致。

昆虫在不同的发育阶段可以启动不同的解毒酶

系(鲁艺芳等, 2013),其他学者也有相似的发现(李小珍和刘映红, 2007)。本实验结果显示,西花蓟马雌成虫取食螨害菜豆 5 h 时有 2 个解毒酶活性被诱导,而取食 18 h 时仅有一个解毒酶活性被诱导;同样,2 龄若虫取食螨害菜豆 5 h 时有 3 个解毒酶活性被诱导,而在 18 h,有 2 个解毒酶活性被诱导。从整体上看,西花蓟马 2 龄若虫体内的解毒酶活性相比雌成虫更容易被诱导。但随着取食时间的延长,体内解毒酶活性逐渐降低,说明西花蓟马能够逐渐适应二斑叶螨为害后的菜豆,雌成虫较 2 龄若虫的适应性更强。

3.3　昆虫体内保护酶和解毒酶在两种害虫种间竞争中的作用

本研究发现,3 种保护酶和 4 种解毒酶在二斑叶螨雌成螨和西花蓟马雌成虫取食 5 h 时的活性变化状态完全一致,说明两类害虫对于寄主植物胁迫都有快速应激反应,通过保护酶和解毒酶活性的诱导表达,达到虫体内的动态平衡。但不同昆虫这种诱导启动的酶的种类和表达的量不同,达到新的平衡状态的时间长短也不完全相同。这种现象在其他昆虫中也有体现(鲁艺芳等, 2013)。许多研究表明虫体酶活性的差异与昆虫的竞争力有明显的关系(张桂芬等, 2008; 毕明娟等, 2010)。张桂芬等(2008)报道烟粉虱能迅速竞争取代温室白粉虱与 2 种害虫取食寄主植物时虫体淀粉酶和蛋白酶的活性变化不同有关。毕明娟等(2010)研究发现,B 型烟粉虱和烟蚜分别取食 B 型烟粉虱前侵染的烟草后,B 型烟粉虱和烟蚜保护酶和消化酶的活性变化明显不同,认为保护酶和消化酶活性提高是 B 型烟粉虱具有较高适应性和在与烟蚜的竞争中占据优势的重要原因之一。而本研究结果表明,西花蓟马和二斑叶螨取食另一种害虫前侵染的植株后,体内保护酶和解毒酶的活性在不同时间下呈现不同的变化,没有像前人报道的烟粉虱、烟蚜和温室白粉虱那么明显的规律。酶活性的变化可能和 2 种害虫的种间竞争关系不大。二斑叶螨是植食性的昆虫,而西花蓟马除取食植物外,还可以取食花粉和叶螨的卵,为杂食性的害虫。因此推测生物学特性的差异可能对它们的种间竞争力的影响更大。

本研究只是初步探讨了虫害后的寄主植物对另一种害虫虫体消化酶和解毒酶的影响,由于昆虫体内存在着多种消化酶和解毒酶系,功能错综复杂,其活性变化与寄主植物体内的营养、次生物质的含量和种类有关,也与害虫的种类、发育阶段有关,同时还受外界环境因素的影响。因此影响西花蓟马和二斑叶螨体内保护酶和解毒酶活性的因素中,到底是何种因素占主导作用还需要进一步的研究和验证。

参考文献(References)

Allen RG, Balin AK, 1989. Oxidative influence on development and differentiation: an overview of a free radical theory of development. *Free Radic. Biol. Med.*, 6(6): 631-661.

Bi MJ, Xue M, Li QL, Wang HT, Liu AH, 2010. Effects of feeding on tobacco plants preinfested by *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) B-biotype on activities of protective enzymes and digestive enzymes in *B. tabaci* and *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). *Acta Entomologica Sinica*, 53(2): 139-146. [毕明娟, 薛明, 李庆亮, 王洪涛, 刘爱红, 2010. 取食 B 型烟粉虱前侵染的烟草对 B 型烟粉虱和烟蚜体内保护酶和消化酶活性的影响. 昆虫学报, 53(2): 139-146]

Bielza P, Quinto V, Contreras J, Torné M, Martín A, Espinosa PJ, 2007. Resistance to spinosad in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), in greenhouses of southeastern Spain. *Pest Manag. Sci.*, 63(7): 682-687.

Bolter CJ, Chefurka W, 1990. Extramitochondrial release of hydrogen peroxide from insect and mouse liver mitochondria using the respiratory inhibitors phosphine, myxothiazol, and antimycin and spectral analysis of inhibited cytochromes. *Arch. Biochem. Biophys.*, 278(1): 65-72.

Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72(1): 248-254.

Cai QN, Zhang QW, Cheo M, 2004. Contribution of indole alkaloids to *Sitobion avenae* (F.) resistance in wheat. *J. Appl. Entomol.*, 128(8): 517-521.

Cong CL, Zhi JR, Liao QR, Mou F, 2013. Effects of *Frankliniella occidentalis* feeding and mechanical damage on antioxidant system in bean leaves. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(6): 1586-1593. [从春蕾, 郅军锐, 廖启荣, 牟峰, 2013. 西花蓟马取食与机械损伤对菜豆叶片抗氧化系统的影响. 应用昆虫学报, 50(6): 1586-1593]

Cong CL, Zhi JR, Liao QR, Mo LF, 2014. Effects of thrips feeding, mechanical wounding, and exogenous methyl salicylate and jasmonic acid on defense enzyme activities in kidney bean leaf. *Acta Entomologc Sinica*, 57(5): 564-571. [从春蕾, 郅军锐, 廖启荣, 莫利锋, 2014. 蓟马取食、机械损伤以及外源水杨酸甲酯和茉莉酸对菜豆叶片防御酶活性的影响. 昆虫学报, 57(5): 564-571]

Dai YT, Wang XJ, Zhang YJ, Wu QJ, Xu BY, Xie W, Wang SL, 2012. Induction effects of the detoxification enzymes of *Tetranychus urticae* from different host plants. *Plant Protection*, 38(2): 79-82. [戴宇婷, 王相晶, 张友军, 吴青君, 徐宝云, 谢文, 王少丽, 2012. 寄主植物对二斑叶螨解毒酶活性的诱导作用. 植物保护, 38(2): 79-82]

Dong JF, Zhang JH, Wang CZ, 2002. Effects of plant allelochemicals on

nutritional utilization and detoxication enzyme activities in two *Helicoverpa* species. *Acta Entomologc Sinica*, 45(3): 296 - 300. [董钧锋, 张继红, 王琛柱, 2002. 植物次生物质对烟青虫和棉铃虫食物利用及中肠解毒酶活性的影响. 昆虫学报, 45(3): 296 - 300]

Dubovskiy IM, Martemyanov VV, Vorontsova YL, Rantala MJ, Gryzanova EV, Glupov VV, 2008. Effect of bacterial infection on antioxidant activity and lipid peroxidation in the midgut of *Galleria mellonella* L. larvae (Lepidoptera: Pyralidae). *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.*, 148: 1 - 5.

Feng CF, Yan SC, Lu YF, Hu X, 2011. Effects of induced resistance of *Larix gmelinii* on the activities of detoxifying enzymes in *Lymantria dispar*. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(8): 102 - 107. [冯春富, 严善春, 鲁艺芳, 胡晓, 2011. 兴安落叶松诱导抗性对舞毒蛾幼虫解毒酶活性的影响. 林业科学, 47(8): 102 - 107]

Feyereisen R, 1999. Insect P450 enzymes. *Annu. Rev. Entomol.*, 44(1): 507 - 533.

Gao XW, Dong XL, Zheng BZ, Chen Q, 1997. Glutathione S-transferase (GSTs) induction of insecticide and plant allelochemicals and metabolism of insecticides. *Acta Entomologica Sinica*, 40(2): 122 - 127. [高希武, 董向丽, 郑炳宗, 陈青, 1997. 棉铃虫的谷胱甘肽 S-转移酶(GSTs): 杀虫药剂和植物次生性物质的诱导与 GSTs 对杀虫药剂的代谢. 昆虫学报, 40(2): 122 - 127]

Li XZ, Liu YH, 2007. Diet influences the detoxification enzyme activity of *Bactrocera tau* (Walker) (Diptera: Tephritidae). *Acta Entomologica Sinica*, 50(10): 989 - 995. [李小珍, 刘映红, 2007. 食料对南亚果实蝇解毒酶活力的影响. 昆虫学报, 50(10): 989 - 995]

Li ZZ, Shen HJ, Jiang QG, Ji BZ, 1994. A study on the activities of endogenous enzymes of protective system in some insects. *Acta Entomologica Sinica*, 37(4): 399 - 403. [李周直, 沈慧娟, 蒋巧根, 嵇保中, 1994. 几种昆虫体内保护酶系统活力的研究. 昆虫学报, 37(4): 399 - 403]

Liu RS, Liu Y, Wang J, Lv YF, Bian Y, Zhang LJ, 2015. First record of invasive pest of *Frankliniella occidentalis* in Jilin Province. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 30(2): 2 - 5. [刘若思, 刘燕, 王军, 吕玉峰, 边勇, 张丽杰, 2015. 重要外来入侵害虫西花蓟马在吉林省部分地区的首次发现. 北京农学院学报, 30(2): 2 - 5]

Liu YK, Wang WX, Fu Q, Lai FX, Luo J, 2011. Effect of host plants on activities of detoxification and protective enzymes in three rice planthoppers. *Chinese Journal of Rice Science*, 25(6): 659 - 666. [刘玉坤, 王渭霞, 傅强, 赖凤香, 罗举, 2011. 寄主植物对 3 种稻飞虱解毒酶和保护酶活性的影响. 中国水稻科学, 25(6): 659 - 666]

Lozinskaya YL, Slepneva IA, Khramtsov VV, Glupov VV, 2004. Changes of the antioxidant status and system of generation of free radicals in hemolymph of *Galleria mellonella* larvae at microsporidiosis. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 40(2): 119 - 125.

Lu YF, Yan JX, Li SW, Yan SC, 2013. Effects of the *Larix gmelinii* grown under different light intensities on the development and defensive enzyme activities of *Lymantria dispar* larvae. *Acta Ecologica Sinica*, 33(22): 7125 - 7131. [鲁艺芳, 严俊鑫, 李霜雯, 严善春, 2013. 不同光照强度下兴安落叶松对舞毒蛾幼虫生长发育及防御酶的影响. 生态学报, 33(22): 7125 - 7131]

Sha PJ, Qi YF, Lv C, Li XX, Shi XY, Gao XW, 2012. The effects of *Helicoverpa armigera* herbivory on the activity of phenylanlanine ammonialyase, lipoxygenase and polyphenol oxidase in cotton seedling leaves. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(2): 414 - 421. [沙品洁, 亓永凤, 吕超, 李秀霞, 史雪岩, 高希武, 2012. 棉铃虫持续取食对棉花三种防御酶活性的作用. 应用昆虫学报, 49(2): 414 - 421]

Sun YH, Zhi JR, Tian T, 2014. The damage of *Tetranychus urticae* on physiological index of kidney bean. *Chinese Journal of Ecology*, 33(4): 1010 - 1014. [孙月华, 郅军锐, 田甜, 2014. 二斑叶螨为害对菜豆生理指标的影响. 生态学杂志, 33(4): 1010 - 1014]

Tian T, Zhi JR, Mou F, 2014. Effects of healthy and pest damaged kidney bean on development and fecundity of *Tetranychus urticae* and *Frankliniella occidentalis*. *Acta Phytophylacica Sinica*, 41(1): 12 - 18. [田甜, 郅军锐, 牟峰, 2014. 健康和虫害菜豆对二斑叶螨、西花蓟马发育及繁殖的影响. 植物保护学报, 41(1): 12 - 18]

Wang H, Wang DS, Yang YZ, Li LY, 2007. Effects of host plants on enzymes related to pesticide resistance of *Bemisia tabaci*. *Plant Protection*, 33(3): 36 - 39. [王红, 王冬生, 杨益众, 李琳一, 2007. 寄主植物对烟粉虱后代种群抗性相关酶活性的影响, 植物保护, 33(3): 36 - 39]

Wang HH, Lei ZR, Li X, Dai AG, Chen HQ, 2013. An important invasive pest, *Frankliniella occidentalis*, inspected in Tibet. *Plant Protection*, 39(1): 181 - 183. [王海鸿, 雷仲仁, 李雪, 代安国, 陈翰秋, 2013. 西藏发现重要外来入侵害虫——西花蓟马. 植物保护, 39(1): 181 - 183]

Wang RL, Sun YL, Liang XT, Song YY, Su YJ, Zhu-Salzman KY, Zeng RS, 2012. Effects of six plant secondary metabolites on activities of detoxification enzymes in *Spodoptera litura*. *Acta Ecologica Sinica*, 32(16): 5191 - 5198. [王瑞龙, 孙玉林, 梁笑婷, 宋圆圆, 苏贻娟, 朱克岩, 曾任森, 2012. 6 种植物次生物质对斜纹夜蛾解毒酶活性的影响. 生态学报, 32(16): 5191 - 5198]

Xu YL, Wang ZY, He KL, Bai SX, 2006. Effects of transgenic Bt corn expressing Cry1Ab toxin on activities of some enzymes in larvae of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 49(4): 562 - 567. [徐艳聆, 王振营, 何康来, 白树雄, 2006. 转 Bt 基因抗虫玉米对亚洲玉米螟幼虫几种主要酶系活性的影响. 昆虫学报, 49(4): 562 - 567]

Yue Z, Zhi JR, Hu T, 2012. Interspecies competition between *Frankliniella occidentalis* and *Tetranychus urticae* in bean. *Guizhou Agricultural Science*, 40(2): 65 - 69. [岳臻, 郅军锐, 胡窕, 2012. 西花蓟马与二斑叶螨的种间竞争关系. 贵州农业科学, 40(2): 65 - 69]

Zhang F, Ma DY, Zhou H, Zhang YP, 2012. Two secondary defensive cotton metabolites and their effects on the specific activities of

carboxylesterase in *Bemisia tabaci*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(2): 408 – 413. [张帆, 马德英, 周泓, 张悦平, 2012. 两种棉花防御反应次生代谢物质及其对烟粉虱羧酸酯酶活性的影响. 应用昆虫学报, 49(2): 408 – 413]

Zhang GF, Lei F, Wan FH, Ma J, Yang YG, 2008. Effects of plant species switching on dynamics of amylase and proteinase activity of *Bemisia tabaci* biotype B and *Trialeurodes vaporariorum*. *Biodiversity Science*, 16(4): 313 – 320. [张桂芬, 雷芳, 万方浩, 马骏, 杨玉国, 2008. 寄主植物转换对 B 型烟粉虱和温室粉虱淀粉酶及蛋白酶活性的影响. 生物多样性, 16(4): 313 – 320]

Zhang TW, Shen HM, Qian XJ, Liu CZ, 2013. Effect of *Tetranychus urticae* feeding on chlorophyll content and two kinds of protective enzyme of white clover. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 50(2): 395 – 400. [张廷伟, 沈慧敏, 钱秀娟, 刘长仲, 2013. 二斑叶螨刺吸胁迫对白三叶叶绿素含量和两种保护酶的影响. 应用昆虫学报, 50(2): 395 – 400]

Zhou FC, Li CM, Gu AX, Wang P, Ren J, 2011. Adaptability of B-biotype *Bemisia tabaci* (Gennadius) to host shift. *Acta Ecologica Sinica*, 31(21): 6505 – 6512. [周福才, 李传明, 顾爱祥, 王萍, 任佳, 2011. B 型烟粉虱对寄主转换的适应性. 生态学报, 31(21): 6505 – 6512]

Zhou FC, Li CM, Zhou GS, Gu AX, Wang P, 2010. Responses of detoxification enzymes in *Bemisia tabaci* (Gennadius) to host shift. *Acta Ecologica Sinica*, 30(7): 1806 – 1811. [周福才, 李传明, 周桂生, 顾爱祥, 王萍, 2010. 烟粉虱体内几种抗性酶对寄主转换的响应. 生态学报, 30(7): 1806 – 1811]

Zhou FQ, Lu YY, Yao Y, Zhang YX, Zhu SD, 2011. Effect of host plants on protective enzymes and detoxification enzymes of *Bemisia tabaci* populations. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 27(1): 57 – 61. [周奋启, 陆艳艳, 姚远, 张云霞, 祝树德, 2011. 不同寄主植物对 B 型烟粉虱种群保护酶和解毒酶的影响. 江苏农业科学, 27(1): 57 – 61]

Zhu-Salzman K, Koiwa H, Salzman RA, Shade RE, Ahn JE, 2003. Cowpea bruchid *Callosobruchus maculatus* uses a three-component strategy to overcome a plant defensive cysteine protease inhibitor. *Insect Mol. Biol.*, 12(2): 135 – 145.

Zhu-Salzman K, Zeng RS, 2015. Insect response to plant defensive protease inhibitors. *Annu. Rev. Entomol.*, 60: 233 – 252.

(责任编辑: 赵利辉)